ADANSONIA, ser. 2, 9 (3) 1969.

DOCUMENTS SUR L'ORTHOGÉNÈSE RÉGRESSIVE DU GYNÉCÉE ET DE LA PALEA DES *ARISTIDEAE*

APPLICATION A LA PHYLOGÉNÈSE DE LA FLEUR DE NOMBREUSES GRAMINÉES

par P. BOURREIL

Laboratoire de Botanique
Faculté des Sciences - MARSEILLE

RÉSUMÉ : A partir d'investigations sur le carpelle des Graminées, nous avons démontré l'intérêt de la vascularisation (xylème) dans les recherches de phylogénie. Il est pour la première fois décrit une structure de la paléa des graminées permettant de l'homologuer indiscutablement é une feuille (genres *Amphipogon* et *Diplopogon*). Chez les genres *Aristida, Stipagrostis, Sartidia*, la course vasculaire montre que la paléole est réduite par orthogénèse régressive, à une pièce homologue d'une gaine foliaire. Cette interprétation concerne la glumelle supérieure de la quasi-totalité des graminées.

SUMMARY : From investigations about the carpel of *Gramineae,* we explained the interest of vascularisation in phylogenetic research. A new *palea* (glumella superior) structure of grasses we can surely assimilate to a leaf (genus *Amphipogon* and *Diplopogon*) is described here for the first time. Among genus *Aristida, Stipagrostis, Sartidia*, the vascular trace shows that palea is reduced by regressive orthogenesis to an homologue part of a foliar sheath. This interpretation concerns the superior glumella of almost totality of grasses.

Dans son traité sur *les végétaux vasculaires*, P. BERTRAND a démontré que, hormis les mutations réversibles peu importantes (**1b**) il n'existait pas dans les séries évolutives de régressions spectaculaires, de retour typique à l'état ancestral ou retour atavique (**1c**).

Nous avons, dans deux analyses sur la morphologie et l'anatomie de la lemme des Aristides (**3, 9**) supposé qu'il s'était produit, au cours de la phylogénèse de certaines espèces, des régressions des branches latérales d'arête de cet organe au sens de descente de l'apex nervuraire en direction du corps lemmaire. En raison du vôcable de P. BERTRAND et pour éviter toute ambiguïté, nous qualifierons de régressions « inataviques » ces typiques orthogénèses régressives.

Source : MNHN, Paris

Nous nous bornerons au cours du présent exposé á retrouver dans la tribu des *Aristideæ*[1] l'empreinte de cette voie de l'évolution sur d'autres pièces florales que la lemme.

ORTHOGÉNÈSE RÉGRESSIVE DE LA VASCULARISATION DE L'OVAIRE DES ARISTIDES

Trimérie des pièces florales du phylum des Liliflores

Le phylum des Liliiflores actuelles est caractérisé dans la majorité des ordres par une trimérie portant sur les pièces du périanthe, de l'androcée et du gynécée de la fleur que R. Nozeran (in L. Emberger **13a**) tend, dans ce groupe, à considérer comme une inflorescence de fleurs élémentaires. Cette isomérie est très fréquente dans les ordres des *Broméliales*, *Commélinales*, *Dioscoréales*, *Juncales*, *Liliales* et *Scitaminales*. Les *Cypérales* et les *Graminales* aux glumes affines, groupées également dans ce phylum présentent des structures simplifiées par rapport à cette trimérie. Toutefois, au sein de la famille des graminées, par exemple, certains verticilles sont encore bâtis sur le type trimère ; le périanthe homologue des lodicules, est constitué de trois pièces chez certaines Bambusées, l'androcée est displostémone chez de nombreuses Oryzées et Bambusées, ou isostémone dans la plupart des autres tribus.

Évolution du pistil des Liliflores

Dans l'ordre des *Liliales*, ont peut admettre, d'après la conception classique, que le gynécée, est à l'origine, constitué de carpelles apocarpiques, soudés ultérieurement au cours de la phylogénèse. A partir du stade de coalescence, l'évolution du pistil peut être suivie dans l'ordre des *Juncales* (**12a**) où l'ovaire est triloculaire et à placentation axile (*Juncus* sect. *genuini*) ou bien tricarpellaire et uniloculaire, donc á placentation *pariétale* chez le *Juncus lamprocarpus* à loges pluriovulées ou les Luzules à trois loges uniovulées.

Pour l'ordre des *Graminales*, R. Nozeran (**22**) suggère, à l'appui de cas tératologiques, l'ascendance polycarpique du gynécée. Il considère

1. La tribu des Aristideæ (**23**) comprend les genres *Amphipogon, Aristida, Diplopogon*. Nous y incorporons les genres *Stipagrostis* et *Sartidia* (**5** et **28**). Il faut préciser ici que De Winter, à l'encontre de Pilger et de Prat, incorpore les genres *Amphipogon* et *Diplopogon* dans la tribu des *Danthoniées*. Effectivement, nous avons remarqué une certaine ressemblance entre les lodicules d'*Amphipogon strictus* et de *Danthonia Forskalii* qui n'ont pas le même contour que ceux des *Aristides*. Mais, si l'on se réfère aux travaux de Soderstrom (**25**), on remarque que les lodicules des espèces du genre *Muhlenbergia* présentent une assez grande diversité, à laquelle l'auteur attache peu d'importance. En outre, il faut dire que De Winter fait état des différences entre les genres *Aristida* et *Amphipogon* mais ne discute pas de leurs ressemblances. A notre avis, le problème de l'appartenance des *Amphipogon* et des *Diplopogon* doit faire l'objet de recherches plus poussées, et s'il fallait modifier l'interprétation de Pilger et de Prat, il nous semblerait plus judicieux de créer la tribu des *Amphipogonées* qui rentrerait, tout comme les Aristidées, dans le cadre de la série phylétique *arundinoïde* de Jacques-Felix. Quoiqu'il en soit, cette discussion ne change en rien le sens de notre note sur l'orthogénèse régressive.

Source : MNHN, Paris

qu'à la suite de la disparition de certains carpelles, le pistil typique devient unicarpellé, à placentation laminale médiane, à suture carpellaire abaxiale en regard de la nervure centrale de la lemme. Il signale, en outre, qu'on trouve dans un carpelle du type *Triticum*, quatre faisceaux libéro-ligneux, un dorsal[1] sur lequel se greffent précocement deux latéraux qui se rendent dans les stigmates, et enfin un ventral souvent unique mais pouvant émettre parfois une ou deux branches latéro-ventrales.

Chez les Aristides[2], nos quelques observations dans le chloral-lacto-phénol nous ont montré qu'au centre du très court pédicelle de l'ovaire, on distingue un faisceau de protoxylème se divisant près de sa base en trois vaisseaux prolongés dans la paroi ovarienne, mais dont seulement les deux latéraux atteignent le style et les stigmates tandis que le dorsal se termine au niveau de la partie basale de l'ovule : *Aristida Humbertii* (**9**, Pl. 1, fig. 8) Pl. 1, fig. 4. Chez d'autres Aristides, seuls persistent les cordons latéraux de xylème : *A. rhiniochloa* (**8**).

L'ascendance foliaire du carpelle a été mise en évidence sur des pièces florales tératologiques de *Bromus erectus* (M. Molliard in R. Nozeran, **22**).

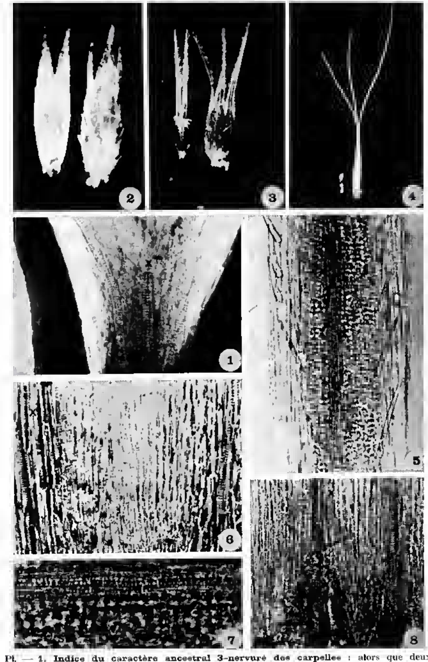
La vascularisation du gynécée des Aristides peut dès lors être facilement interprétée. Le vaisseau dorsal en voie de régression est l'homologue du vaisseau vasculaire central du limbe (**4**) qui, sur la feuille apparaît le premier. C'est de tous les cordons vasculaires limbaires, celui qui présente l'apex vasculaire le plus distant de la base de l'organe. Il s'ensuit qu'anciennement le carpelle des Aristides devait, comme la lemme, être trinervuré, et que sa subule centrale, était comme les latérales transformée en style et stigmate. Il y a des millions d'années, les Aristides ancestraux devaient donc porter, comme les Bambusées actuelles à caractères archaïques, trois branches stigmatiques sur l'ovaire. Ainsi, au cours de la phylogénèse, la feuille carpellaire des Aristides a subi une orthogénèse régressive de sa nervure centrale. Cette voie de l'évolution a certainement conditionné à l'échelle des ères géologiques, la structuration du gynécée de nombreuses graminées. C'est, d'ailleurs, l'interprétation que H. Jacques-Félix (**20c**) propose au sujet de l'individualisation du fruit uniovulaire à gros embryons de cette famille.

ORTHOGÉNÈSE RÉGRESSIVE DE LA PALEA (GLUMELLE SUPÉRIEURE) DES ARISTIDES

Normalement développée chez les Graminées, la paléole peut être membraneuse et hyaline ou coriace, typiquement binerviée, rarement imparinerviée (*Oryza*), nettement bifide (*Streptochæta*). Dans les cas de réduction (**20b**), elle est très rudimentaire et peut disparaître.

1. R. Nozeran appelle dorsal le côté situé vers la glumelle supérieure et l'axe de l'épillet, ventral celui tourné vers l'étamine impaire et la glumelle inférieure.
2. Dans le groupe des Aristides, nous englobons les genres *Aristida*, *Stipagrostis*, *Sartidia*.

Source : MNHN, Paris



Pl. — **1, Indice du caractère ancestral 3-nervuré des carpelles** : alors que deux cordons de protoxylème sont logés dans la paroi ovarienne, les styles et les stigmates, un troisième (×) se termine au niveau de la base de l'ovule, cf. *A. Humbertii*. — **Régression**

Source : MNHN, Paris

L'étude que nous présentons sur cette pièce concerne essentiellement la tribu des *Aristideæ* où il est possible d'individualiser une série évolutive significative.

Chez diverses espèces d'*Amphipogon* : *A. amphipogonoides* (Steud.) Vickery (Pl. 1, fig. 1) *A. debilis* R. Br., *A. cygnorum* Nees, *A. strictus* R. Br. (fig. 2), *A. turbinatus* R. Br. et chez *Diplopogon setaceus* R. Br., la paléole est aussi importante que la lemme trinervurée. On peut y distinguer un limbe constitué de deux subules terminales[1] vascularisées, chlorophylliennes et à stomates, qui s'insèrent sur un corps paléaire non chlorophyllien portant typiquement deux cordons vasculaires parallèles et deux éléments linéaires et très courts de protoxylème — 400 à 500 µ (ils avortent parfois) — séparés par les faisceaux précédents. Nous assimilons cette partie de la paléole à une gaine foliaire achlorophyllienne. La totalité de cette pièce du pédoncule floral est donc l'homologue d'une feuille végétative. Elle en diffère cependant par son caractère parinervié, dû à l'absence de nervure centrale.

Il faut noter ici, que R. Nozeran a démontré le caractère d'unicité (**21**) de la glumelle supérieure en dépit de la dissemblance de sa vascularisation dans certains groupes (mode parinervuré ou imparinervuré). L'un des arguments les plus intéressants que propose l'auteur en faveur de cette interprétation, provient de l'examen d'une Liliacée *Aphyllanthes monspeliensis* L. Chez cette espèce, il a pu prouver, par une étude détaillée de l'inflorescence que le pédoncule floral est pourvu, au-dessous du périanthe, d'un involucre de quatre pièces scarieuses de formes variées respectivement homologues d'une feuille unique. Nous avons, aprés cet auteur, examiné dans une autre optique, la vascularisation de ces pièces, et il est très intéressant de comparer le schéma de la quatriéme supérieure (**21**, fig. 89) à nos propres observations. Sur ce dessin, il apparaît au niveau du plan de symétrie de cet organe involucral pentalobé un vaisseau de xyléme très court, quatre à cinq fois moins long que les deux qui l'encadrent. Sur des échantillons d'*Aphyllanthes monspeliensis* L. en provenance d'une butte attenante à la Faculté des Sciences de Saint-Jérôme, nous n'avons pas observé de mucron vasculaire central. Autrement dit, si sur les quatre pièces scarieuses, les trois premières sont

1. Les recherches de vascularisation par transparence n'ont été effectuées que sur *Amphipogon strictus*. Sur une coupe transversale de subule de cette espèce, on trouve typiquement entre les feuillets épidermiques, trois piliers fibreux (un abaxial et deux latéraux), un faisceau libéro-ligneux entouré par deux gaines périvasculaires dont l'externe chlorophyllienne, enfin un mésophylle chlorophyllien.

« **inataviqua** » **da la paléa au sein da la tribu des Aristidææ.** Paléa (à g.) et lemme (à dr.) : **2, Amphipogon amphipogonoïdss; 3, Amphipogon strictus.** — **4,** groupement androcée, gynécée, lodicules, palea (à g.) et lemme (à dr.) : **Aristida cumingiana.** — **5,** détail de la paléa d'**Amphipogon atrictus,** face adaxiale d'une branche montrant les cordons médians de xyleme. — **6,** zone basale de la palea d'**Aristida Humbertii;** on remarque les deux cordons ténus et parallèles de protoxylème, indice de la régression des branches d'arête. — **7,** palea d'**Amphipogon strictus,** vue de détail d'une subule montrant sur la face adaxiale le stomates superposés au chlorenchyme. — **8,** id, face adaxiale de la base du corps paléaire montrant les deux longs cordons vasculaires parallèles et plurisériés.

Source : MNHN, Paris

imparinerviées, la quatrième peut devenir parinerviée alors que la distribution symétrique de ses quatre lobes latéraux autour d'un lobe médian plaide en faveur d'une vascularisation ancestrale imparinerviée avec prédominance de la nervure centrale.

Cet exemple montre que dans le phylum des Liliiflores peuvent exister des organes homologues de feuilles á hétérophyllie vasculaire dont le mode parinervuré dérive du type imparinervuré.

Aussi en vertu de cette argumentation, affirmerons-nous que chez les graminées, la paléa à deux nervures principales peut dériver d'une pièce à limbe trinervurée à nervure centrale prédominante. Cela est certain dans le cas où chez un même genre ou chez deux taxons affines, on observe ces deux modes d'alternance vasculaire.

Pour la tribu des Aristidées, la discussion nécessitant des développements plus ardus et plus longs, nous proposerons ultérieurement une interprétation.

En dépit de ces dernières restrictions, il n'empêche que l'étude de la paléole va nous conduire à une démonstration des plus évidentes sur l'évolution orthogénétique des pièces florales à parenté foliaire des graminées.

Examinons la structure de la paléole des genres *Aristida, Stipagrostis, Sartidia.* Diverses observations, H. Jacques-Félix (**19**), B. de Winter (**27**), P. Bourreil et H. Gillet (**8**), P. Bourreil et Y. Reyre (**9**), ont montré qu'elle était parinerviée, minuscule, hyaline, à appareil vasculaire ténu et réduit à deux vaisseaux de protoxylème, parallèles et très courts. Ceux d'*Aristida Humbertii* (Pl. 1, fig. 6) atteignant par exemple 558 μ et 513 μ pour une paléole de 1,26 mm de longueur (**9**, Pl. **1**, fig. 9). Parallèlement à ces deux vaisseaux flanqués de part et d'autre de l'axe de symétrie de l'organe, il se surajoute excentriquement un vaisseau de protoxylème très court (104 μ et 87 μ). Nous retrouvons chez ce taxon nouveau l'ordonnance vasculaire du bas de la paléa d'*Amphipogon strictus.*

Considérant l'écart numérique entre le nombre d'espèces du groupement rélictuel australien des genres *Amphipogon* et *Diplopogon* (13 espèces) et des Aristides en pleine apogée (plusieurs centaines d'espèces)[1], il est logique de penser que les premiers sont en voie d'extinction et représentent les taxons les plus archaïques de la tribu des *Aristideæ.* La paléole homologue ici d'une feuille aligulée, a conservé sa structure ancestrale dont dérive celle des genres *Aristida, Stipagrostis, Sartidia.* Chez ces derniers, l'étude de la vascularisation démontre que la glumelle supérieure se résout actuellement au corps paléaire équivalent d'une gaine foliaire[2].

1. H. Jacques-Félix a démontré le caractère écophylétique du chlorenchyme des limbes (**19**). Accordant la priorité à la trace vasculaire de l'embryon identique dans les genres *Aristida* et *Sartidia* et en raison du caractère mineur du talon embryonnaire, du chlorenchyme, des gaines périvasculaires et du nombre de nervures de la piléole pour lesquels ces taxons diffèrent, nous pensons que ces deux genres devaient très anciennement constituer le taxon générique *Paléo-Aristida* Bourr. (**6**).

2. Le contour apical trilobé (**9**, Pl. **1**, fig. 9) de la paléole d'*Aristida humbertii* peut différer légèrement d'une fleur à l'autre, si bien qu'on ne saurait affirmer que cette pièce florale dérive d'une paléa à 3 subules. Les lobes correspondent, à notre avis, à une dentelure du corps paléaire.

Source : MNHN, Paris

L'archétype des Aristides était donc, il y a bien des millions d'années, pourvu d'une paléole à limbe à deux subules vascularisées. L'adaptation de ce groupe au climat xérique a entraîné progressivement le recouvrement des marges de la lemme (voir à ce sujet la configuration de cette pièce chez *Aristida rhiniochloa* Hochst (**8**, **15**). La paléa ainsi hermétiquement privée d'un contact direct avec la lumière a perdu sa chlorophylle[1] et a amorcé un processus orthogénétique régressif déterminant sa structure actuelle.

CONCLUSION

L'étude que nous venons de présenter sur l'orthogénèse régressive de l'ovaire et de la paléa de certains genres de la tribu des *Aristideæ* complète les notions dégagées par d'autres auteurs sur l'épillet des graminées.

— Les glumes (préfeuilles de l'axe rachéole de l'épillet sont les homologues rigoureux d'une feuille souvent réduite à sa gaine (R. Nozeran, **21**).

— La glumelle inférieure (lemme), bractée axillant le pédoncule floral sur la rachéole (Jacques-Félix), est une feuille modifiée (R. Nozeran). Tran Thi Tuyet-Hoa et Cusset (**27**) ont démontré l'homologie complète entre lemme et feuille végétative graminéenne. Nous signalerons pour notre part que chez le taxon australien *Aristida calycina* R. Br.[2], nous avons découvert dans la zone intermédiaire entre les subules et le corps lemmaire, un bourrelet garni d'une rangée de cils très courts équivalent à la ligule des feuilles végétatives. Cette observation tend à montrer le bien fondé de l'interprétation des précédents auteurs.

— La glumelle supérieure(paléole), préfeuille du pédicelle floral a été considérée comme une feuille uniquement pourvue d'un limbe Bugnon (**10**) ou une feuille dont les diverses parties sont plus ou moins développées (R. Nozeran et divers auteurs). C'est comme nous l'avons démontré une pièce homologue d'une feuille aligulée complète (*Amphipogon, Diplopogon*) ou réduite par orthogénèse régressive à une gaine vascularisée ou non (majorité des graminées).

— Les glumellules (lodicules) représentent le périanthe de la fleur et correspondent à des feuilles réduites (R. Nozeran, **21**). Vestiges de pièces anciennement foliarisées et chlorophylliennes, contemporaines de carpelles apocarpiques, elles procèdent, à notre avis, de régression inataviques.

1. Chez *Amphipogon strictus*, lemme et paléa présentent des subules chlorophylliennes presque au même niveau et en contact avec la lumière. Le corps paléaire étroitement masqué par les marges des feuillets du corps lemmaire est achlorophyllien.
2. Matériel déterminé par M. M. Lazarides et mis à notre disposition par M. le Directeur du Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization de Canberra, Australie.

Source : MNHN, Paris

— L'androcée, est constitué d'étamines, homologues de feuilles (R. Nozeran, L. Emberger).

— Le gynécée, est réduit à un seul carpelle uniovulé d'ascendance foliaire (R. Nozeran), siége d'orthogénèses régressives (H. Jacques-Félix, P. Bourreil).

Ainsi donc, à la notion de « trinomie » phylogénétique d'Emberger (**13c**) mettant en œuvre des contractions ou condensations, des concrescences et des foliarisations, il convient de joindre celle d'orthogénèse régressive depuis longtemps illustrée en Paléontologie animale.

Cette voie de l'évolution nous permet de déduire l'ascendance foliaire des différentes pièces entrant dans la constitution des épillets des graminées. Il se trouve que dans la tribu des *Aristideæ*, la phylogénèse a atteint là un haut degré d'évolution, puisqu'on y observe un épillet uniflore au stade d'état préfloral (**11a** et **21**), mais, en contre-partie, elle a ménagé une structure typiquement archaïque, celle de la paléole des genres *Amphipogon* et *Diplopogon*. Nous concrétisons ici, chez les Graminées, une idée exprimée par H. Gaussen à propos des Gymnospermes (**14**), à savoir que tous les caractères n'évoluent pas nécessairement dans un phylum avec la même rapidité.

Références du matériel d'herbier examiné

Herbier de l'Institut Botanique de Montpellier :

Amphipogon amphipogonoïdes (Steud.) Vickery. Australie : Perth, *L. Emberger* (5-XI-1956). — **Amphipogon strictus** R. Br. Australie : vallon sur sable au N.E. de Perth, *L. Emberger* (4-XI-1956); port Jackson District (N.S.W.), *Forsyth* (1-1900).

Herbier du laboratoire de Phanérogamie du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris :

Amphigon cygnorum Nees : Australie occidentale : *Drummond 373, 379, 392, 398*; *A. Morrisson* (1915); Riv. des Cygnes, *Preiss* (1843). District de Murray : *E. Pritzel* 122 (XII-1900). — **Amphipogon debilis** R. Br. : Australie : *A. Morrisson* (11-XII-1900). — **Amphipogon turbinatus** R. Br. : Australie : Swan River *Drummond 374, 1848*; *J. H. Maiden* (IX au XI-1909); Swan River, *Preiss* (1840). — **Diplopogon setaceus** R. Br. : Australie : riv. des Cygnes, *Preiss* (1843).

Références bibliographiques

1. Bertrand, P. — Les végétaux vasculaires, introduction à l'étude de l'anatomie comparée suivie de notes originales, Masson, Paris (*a*) 59, (*b*) 62-64, (*c*) 65-66 (1967).
2. Bonin, G. — Études de morphologie florale de Liliales, Orchidales, Arales. Travaux dirigés du Certificat de Maîtrise de Botanique et de Biologie Végétale de la Faculté des Sciences de St-Jérôme, Marseille (Documents non publiés) (1969).
3. Bourreil, P. — Structure du limbe et évolution de la lemme au sein du deuxième groupe du genre *Aristida* L. Conséquences d'ordre taxinomique. C. R. Ac. Sc. Paris, **259** : 2491-2494 (1964).

Source : MNHN, Paris

4. — Technique de recherche du plan de vascularisation des feuilles des Aristides. Élaboration d'un phyllogramme plan vasculaire. Amplitude de variation du mode d'alternance des faisceaux. Bull. Sc. Bot. Fr., **114**, 7-8 : 303-318 et pl. 1-2 (1967).
5. — Transfert d'*Aristida Perrieri* A. Camus au genre *Sartidia* de Winter. Position systématique de ce nouveau genre. C.R. Ac. Sc. Paris, **265** : 904-907 (1967).
6. — Nouvelle conception de la phylogénie des Aristides. C.R. Ac. Sc. Paris, **266** : 2390-2392 (1968).
7. — Études de morphologie florale des Commelinales, Juncales, Cypérales, Graminales. Travaux dirigés du Certificat de Maîtrise de Botanique et de Biologie Végétale de la Faculté des Sciences de St-Jérôme, Marseille (Documents non publiés) (1969).
8. Bourreil, P. et Gillet, H. — Caractères morpho-anatomiques d'*Aristida rhiniochloa* Hochst. d'après des spécimens du massif de l'Ennedi (Nord Tchad). J.A.T.B.A. **16**, **2** : 22-47 (1969).
9. Bourreil, P. et Reyre ,Y. — Un nouvel Aristide de l'Angola de la Section *Streptachne* du genre *Aristida*. Adansonia, ser. 2, **9**, 3 (1969).
10. Bugnon, P. — La feuille des Graminées. Thèse. Caen : 19-21 (1921).
11. Emberger, L. — Les végétaux vasculaires. Tome II, fasc. **1** ; Masson, Paris : (*a*) 110, (*b*) 348-368 (1960).
12. — *Ibid.* T. II, fasc. 2 : (*a*) 1064-1108, (*b*) 1116-1154.
13. — Les plantes fossiles dans leurs rapports avec les végétaux vivants, 2e éd. Masson, Paris : (*a*) 605-611, (*b*) 622-623, (*c*) 646-652 (1968).
14. Gaussen, H. — Les Gymnospermes actuelles et fossiles. Fasc. **1** et 2. Trav. Lab. For. Toulouse : 13-29 (1944).
15. Gillet, H. — Le peuplement végétal du massif de l'Ennedi. Thèse Impr. Nat., Paris : 115-117 (1968).
16. Grasset, P. — L'évolution. Biologie générale. Masson, Paris : 754-963 (1966).
17. Guinochet, M. — Logique et dynamique du peuplement végétal. Masson, Paris : 7-26 (1955).
18. — Notions fondamentales de Botanique. Masson, Paris : (*a*) 133-141, (*b*) 148-149, (*c*) 202 (1965).
19. Jacques-Felix, H. — Structure foliaire, écologie et systématique, J.A.T.B.A., **5**, **12** : 810-825 (1952).
20. — Les Graminées d'Afrique tropicale **1** (*a*), **2** (*b*) : 17-31, (*c*) : 70-84, (*d*) : 108-117 (1962).
21. Nozeran, R. — Contribution à l'étude de quelques structures florales. Ann. Sc. Nat. Bot. : 73-82 (1955).
22. — Nouvelle interprétation du gynécée des Graminées. Rec. Trav. Inst. Bot. Montpellier : 71-76 (1959).
23. Prat, H. — Vers une classification naturelle des Graminées. Bull. Soc. Bot. Fr., **107** : 1-2 : 54-60 (1960).
24. Simpson, G. G. — L'évolution et sa signification. Payot, Paris : 114-244 (1951).
25. Soderstrom, Th.-R. — Taxonomic study of subgenus *Podosemum* and section *epicampes* of *Muhlenbergia* (*Gramineæ*). Contr. Un. St. Nat. Herb. **34**, 4 : 101-105 (1967).
26. Tran-Thi-Tuyet-Hoa. — Les glumelles inférieures aristées de quelques graminées : anatomie, morphologie. Bull. Jard. Bot. Etat, Bruxelles : (*a*) 219-222, (*b*) 222-264, (*c*) 265-284 (1965).
27. — Tran-Thi-Tuyet-Hoa et Cusset, G. — La glumelle inférieure et la feuille végétative graminéenne. Comparaison morphologique. 91e congr. Soc. Sav. **3**, Rennes : 141-152 (1966).
28. Winter (de), B. — The south african *Stipeæ* and *Aristideæ* (*Gramineæ*) (An anatomical, cytological and taxonomic Study). Thèse, Bothalia **8**, 3 : (*a*) 236-241, (*b*) 299-304, (*c*) 308-313 (1965).

Source : MNHN, Paris